Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Beobachtungen über den Lichtgenuß und über einige andere physiologische Verhältnisse blühender *Geranium*-Arten

von

J. Wiesner,

w. M. k. Akad.

(Vorgelegt in der Sitzung am 22. Februar 1906.)

Die Blüten von *Geranium pratense* haben schon vor längerer Zeit meine Aufmerksamkeit erregt, insbesondere wegen der sehr auffälligen Eigentümlichkeit, sowohl bei völlig freier Exposition als bei konstant einseitiger Beleuchtung ihre Apertur vertikal zu stellen.[1] Diese Pflanze besitzt also ausgesprochene Vorderlichtblüten.[2] Bei späteren, gelegentlich an derselben Pflanze angestellten Beobachtungen fielen mir einige merkwürdige Richtungsverhältnisse auf, welche die Blüten teils vor, teils nach Vertikalstellung der Blütenapertur darboten. Es wurde mir schon damals ziemlich deutlich, daß die früher genannte Aufrechtstellung der Blütenöffnung nur ein Glied in einer Kette von Bewegungsänderungen bildet, durch welche die Blüten dieser Pflanze ausgezeichnet sind.

Ich nahm mir vor, die Sache weiter zu verfolgen, sobald sich Zeit und Gelegenheit hiezu bieten würden. Der Sommer des abgelaufenen Jahres (1905) war dem geplanten bescheidenen Unternehmen günstig. Ich verbrachte denselben zu Friesach in

---

[1] Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen. II. Teil. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wissensch. Bd. 43 (1880), Sep.. p. 64.

[2] Wiesner, Die Stellung der Blüten zum Lichte. Biol. Zentralbl. Bd. XXI (1901), p. 807.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Kärnten, wo *Geranium pratense* im Tale die reich ausgedehnten Wiesen förmlich bedeckt.

Es schien mir zweckmäßig, die Studien nach zweierlei Art auszudehnen, erstlich, indem ich an allen von mir besuchten Standorten den Lichtgenuß dieser Pflanze festzustellen suchte, und sodann, daß ich vergleichend auch die anderen in der Beobachtungszeit reichlich dort auftretenden *Geranium*-Arten sowohl in Bezug auf ihren Lichtgenuß als auch auf ihre Blütenbewegungen studierte.

Im Zusammenhange mit den Studien über die Richtungsbewegungen wurden auch Beobachtungen über die Dauer der *Geranium*-Blüten und über die Wachstumsgeschwindigkeit der Blütenteile vorgenommen. Es lag sehr nahe, die Wachstumsgeschwindigkeit dieser Blütenteile mit jener der Blütenteile einiger anderer Pflanzen zu vergleichen und dadurch die Anregung zu geben, die, wie es scheint, weitverbreitet sich einstellende Relation zwischen der Funktionsdauer dieser Blütenteile und ihrer Entwicklungsgeschwindigkeit zu untersuchen. —

Was, um zunächst von der einfachsten Sache zu sprechen, den Lichtgenuß der dortigen häufig auftretenden *Geranium*-Arten anlangt, so hielt ich es für ausreichend, das Maximum und Minimum des relativen Lichtgenusses zu ermitteln, also nachzusehen, welchen Anteil des gesamten Himmelslichtes diese Pflanze für sich in Anspruch nimmt, wobei besonders beachtet wurde, wie weit jede der untersuchten Arten ins helle Tageslicht und wie weit sie in den Schatten geht.

In Betreff der Blütenbewegungen wurde zunächst ermittelt, welche Richtungen zur tragenden Achse und zum Horizont die Blüten vom Knospenzustande an bis zur völligen Ausbildung und von hier an bis zur Fruchtreife durchmachen.

Es schien nun nichts näher zu liegen, als alle diese Bewegungen, welche zu den Richtungsänderungen der Blüten führen, auf ihre Ursache zurückzuführen, zu konstatieren, inwieweit dieselben spontan, inwieweit sie durch äußere Kräfte hervorgerufen werden und welcher Art diese äußeren Einflüsse sind. Es ist dies aber ein zum Teil sehr schwieriger Gegenstand, der ohne genaue experimentelle Prüfung nicht zu erledigen ist. Allein

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

da mir während meines Sommeraufenthaltes in Friesach die zu den Experimenten erforderlichen Apparate und Instrumente fast gar nicht zur Hand waren, so konnte ich nur einige sehr primitive Versuche anstellen. So weist die vorliegende Schrift, wie ich selbst am meisten fühle, sehr große Lücken auf. Wenn ich diese Arbeit trotzdem veröffentliche, so lasse ich mich von dem Gedanken leiten, daß die Richtungsänderungen der genannten Blüten bisher noch nicht mit so großer Aufmerksamkeit, wie es von mir geschehen ist, verfolgt wurden und, schon als nackte Tatsachen betrachtet, des Interesses wert sind, überdies, was ich nicht gering anschlage, zu weiteren Untersuchungen über die Ursachen dieser Richtungsänderungen reichliche Anregung geben.

Im übrigen werden die Lichtgenußbestimmungen, wie ich meine, willkommen erscheinen, da über diesen Gegenstand bisher doch noch viel zu wenig Beobachtungen vorliegen.

Meine Studien erstreckten sich auf *Geranium pratense*, *G. palustre*, *G. phaeum* und *G. Robertianum*, die, wie schon bemerkt, in der Umgebung von Friesach häufig auftreten.

I. Lichtgenuß.

Über die Lichtverhältnisse, unter welchen die vier genannten *Geranium*-Arten in der Natur vorkommen, ist in der Literatur sehr wenig zu finden, nichts anderes als die rücksichtlich der Beleuchtungsverhältnisse doch ziemlich unbestimmten Angaben, die in floristischen Werken vorkommen.

So heißt es mit Bezug auf *G. pratense* bei Neilreich: Auf feuchten Wiesen, an Bächen, Gräben, Hecken sowohl niedriger als gebirgiger Gegenden.[1] Bei Beck:[1] In feuchten Wiesen, an Bächen, in Auen von der Ebene bis in die Voralpen. Bei Koch:[3] Wiesen, Ufer, feuchte Gebüsche.

Diese Angaben lassen vermuten, daß diese Pflanze bei freier oder nahezu freier Exposition vorkommt, aber doch auch starke Beschattung verträgt.

---

[1] Neilreich, Flora von Wien, 1846, p. 590.

[2] Beck, Flora von Niederösterreich. Wien 1890, p. 560.

[3] Koch, Taschenbuch der deutschen Flora, 3. Aufl., p. 103.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

G. palustre. Auf feuchten Wiesen, an Sümpfen (Neilreich). In feuchten Wiesen und Gräben (Beck). Sumpfige Wiesen und Wiesengebüsche (Koch).

Diese Daten lassen teils auf starke Beleuchtung, teils auf eine von starker Beleuchtung bis zur starken Beschattung reichenden Beschaffenheit des Standortes schließen.

G. phaeum. In Wäldern, Auen und an Gebirgsbächen (Neilreich). In Wäldern, Auen und auf Wiesen (Beck). Wälder der Voralpen und Gebirge (Koch).

Die Angaben von Neilreich und Koch weisen auf geringen Lichtgenuß, die von Beck wieder darauf hin, daß die Pflanze sowohl im hellen Lichte als bei starker Beschattung gedeihen könne.

G. Robertianum. An feuchten, schattigen Stellen, auf Felsen, Schutt, in Auen und Wäldern (Neilreich). An schattigen, feuchten, steinigen und wüsten Stellen, in lichten Wäldern unter Buschwerk (Beck). Schattige Wälder, Felsen, feuchte Zäune (Koch).

Die Angaben aller drei Autoren weisen auf stark beschattete Standorte hin, doch scheint aus denselben hervorzugehen, daß die Pflanze sich auch lichtstarken Standorten anpassen könne.

Ich will auf andere Autoren nicht reflektieren. Ihre Angaben sind in Bezug auf die Lichtverhältnisse der Standorte nicht lehrreicher. Vergleicht man die angeführten Daten, so muß man wohl den Eindruck erhalten, daß die vier genannten *Geranium*-Arten unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen vorkommen; höchstens könnte man mit Bezug auf Koch's Angabe vermuten, daß *G. phaeum* im Vergleich zu den drei anderen Spezies nur in geschwächtem Lichte gedeihe. Allein Beck's Angabe macht dies doch wieder zweifelhaft.

Ich will durch Vorführung meiner Beobachtungen über den Lichtgenuß der vier genannten *Geranium*-Arten zeigen, daß man die Lichtverhältnisse dieser Pflanzen genau zu präzisieren im stande ist.[1]

---

[1] Über die Methode, den Lichtgenuß der Pflanzen zu bestimmen, s. Wiesner, Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wisssensch., Bd. 102 (1893), und später genauer in Denkschr. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 64 (1893).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Das Maximum des relativen Lichtgenusses von *Geranium pratense* ist = 1, d. h. diese Pflanze verträgt auch das gesamte Tageslicht; sie kann auf ganz ebenen Standorten vorkommen, wo ihr Lichtgenuß keinerlei Einschränkung erfährt, weder durch die Konfiguration des Terrains noch durch eine beschattende Vegetation. Nach zahlreichen Beobachtungen hat sich als Minimum des Lichtgenusses dieser Pflanze der Wert $\frac{1}{6}$ ergeben.

Keine der anderen von mir untersuchten *Geranium*-Arten weist einen so hohen Lichtgenuß auf; keine hat nämlich ein so hoch gelegenes Minimum und nur *G. palustre* reicht in Bezug auf das Maximum des Lichtgenusses an *G. pratense* näherungsweise heran. Das Maximum des Lichtgenusses von *G. Robertianum* ist $\frac{1}{1 \cdot 35}$, das von *G. phaeum* gar nur $\frac{1}{1 \cdot 75}$. Die beobachteten Minima des Lichtgenusses sind folgender Zusammenstellung zu entnehmen:

Geranium pratense	$\frac{1}{6}$
» *palustre*	$\frac{1}{14}$
» *phaeum*	$\frac{1}{18}$
» *Robertianum*	$\frac{1}{25}$

Wie man sieht, gehen die Minima sehr weit auseinander, während die Maxima nur wenig differieren. Zur Charakterisierung des Lichtgenusses erscheinen deshalb die Minima besonders geeignet, was nach meinen früheren Untersuchungen für krautige Pflanzen und Stauden ebensowie für Holzgewächse gilt.

Wie ich gleichfalls schon bei früheren Gelegenheiten ausführlich auseinandersetzte, sind die Werte für den relativen Lichtgenuß von der geographischen Breite und von der Seehöhe abhängig. Dieselben ändern sich mit der Änderung der beiden genannten Größen bei verschiedenen Arten (oder Varie-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

täten) in sehr verschiedenem Maße und können auch für weite Gebiete konstant bleiben.

Die oben genannten Werte sind für Friesach (46° 57′ n. B., Seehöhe der Talsohle 637 *m*) ermittelt und werden gewiß für weite Gebiete bei angenähert gleicher Seehöhe dieselben bleiben oder nur sehr geringe Abweichungen zeigen. Allein daß sie mit der Seehöhe sich ändern, habe ich in der weiteren Umgebung von Friesach mehrmals zu beobachten Gelegenheit gehabt.

Ich fand nämlich für *Geranium pratense* in einer Höhe, welche etwa 300 *m* über der Talsohle lag, das Minimum bei $\frac{1}{3}$. Es steigt also auch bei dieser Pflanze das Minimum mit der Seehöhe und mithin der relative Lichtgenuß überhaupt.

Ferner beobachtete ich bei *G. phaeum* Maximum und Minimum schon in einer zirka 300 bis 400 *m* über der Talsohle gelegenen Höhe im Sinne eines vermehrten Lichtgenusses verschoben. Diese Pflanze kommt auf den bezeichneten Höhen beinahe frei exponiert vor $\left(\text{Maximum von } L. = \frac{1}{1 \cdot 25}\right)$. Die Konfiguration des Terrains und die auf demselben vorkommende Vegetation ließ ein stärkeres Sinken des Lichtgenusses nicht zu, so daß eine genaue Bestimmung des Minimums in diesen Höhen nicht vorgenommen werden konnte.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit ein Wort über die Optima des Lichtgenusses einschalten. Bisher habe ich in meinen Schriften über Lichtgenuß nur Maxima und Minima angegeben, obwohl ich gleich bei Beginn meiner Studien über den Lichtgenuß der Pflanzen darüber im klaren war, daß jede vom Lichte abhängige Pflanze an gewisse Optima des Lichtgenusses ebenso gebunden ist wie an bestimmte Maxima und Minima. In der Regel sind diese Optima schwierig zu konstatieren, während es viel leichter ist, die Maxima und Minima zu ermitteln. Um nicht durch zu große Komplikation meiner Methode den Eingang zu erschweren, habe ich optimale Werte, beziehungsweise die Methode, dieselben zu ermitteln, nicht angeführt.

Hier scheint mir nun eine passende Gelegenheit, eine kleine einschlägige Bemerkung einzuschalten. Mir schien es auffallend, daß *Geranium pratense* gerade an den freiesten,

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

sonnigsten Standorten am üppigsten gedeiht, hier am reichlichsten blüht und fruchtet. Es fällt bei dieser Pflanze offenbar das Optimum des Lichtgenusses mit dem Maximum zusammen. Aber gewiß verhält sich bei den anderen drei Spezies von *Geranium* die Sache anders und insbesondere fällt es bei *G. phaeum* auf, daß sie auf den hellsten Standorten, auf denen ich sie in Friesach (Tal) beobachtete ($L = \frac{1}{1 \cdot 75}$), am allerwenigsten gedeiht. Die Optima zu finden, ist umständlich, da nicht nur auf die Zahl von Blüten und Früchten, sondern auch auf die Masse der assimilierten Substanz Rücksicht zu nehmen wäre. Solche Versuche habe ich nicht ausgeführt und möchte hier nur bemerken, daß nach allen meinen bisher angestellten Beobachtungen bei *Geranium palustre* das Optimum des relativen Lichtgenusses mit dem beobachteten Maximum (= 1) nicht zusammenfällt, wodurch sich diese Pflanze von *G. pratense* wohl deutlich unterscheidet.

Ich habe oben die Minima des Lichtgenusses von *G. phaeum* und *Robertianum* mit $\frac{1}{18}$ und $\frac{1}{25}$ bezeichnet. Diese Werte lehren, daß der Lichtgenuß von *G. Robertianum* tiefer sinkt als der von *G. phaeum*. Ohne Vornahme von Messungen könnte man leicht geneigt sein, anzunehmen, daß dieses Verhalten den Tatsachen nicht entspreche, denn im allgemeinen findet man die letztere häufiger auf tiefschattigen Standorten als die erstere. Es scheint dies darauf hinzudeuten, daß das Optimum bei *G. phaeum* tiefer liegt als bei *Robertianum*. Aber eingehende Beobachtungen haben gelehrt, daß letztere tiefer in den Schatten geht als erstere, also ein niedriger gelegenes Minimum besitzt.

Die mitgeteilten, auf den relativen Lichtgenuß Bezug nehmenden Werte betreffen nur solche Individuen (Stöcke), welche blühen und fruchten. Die grünen Vegetationsorgane werden auch bei Lichtstärken gebildet, welche unterhalb des Minimums der blühenden und fruchtenden Pflanze gelegen sind. Diese Eigentümlichkeit ist bei den vier genannten Arten in verschiedenem Grade wahrzunehmen. Unter den vier untersuchten *Geranium*-Arten scheint mir dieselbe bei *G. pratense* am wenigsten ausgebildet.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Obwohl Wiese und Wald im Friesacher Tale sich reichlich berühren, habe ich, so sorgsam ich auch darauf achtete, niemals blühende Exemplare von *Geranium pratense* im Walde gesehen. Es ist dies auch begreiflich, da das insbesondere am Waldrande stark entwickelte Unterholz das Licht so abmindert, daß dessen Stärke sofort stark fällt und schon in nächster Nähe des Randes unterhalb des Minimums des Lichtgenusses dieser Pflanze gelegen ist. Hingegen habe ich in einem Föhrenwald bei Längsee (Kärnten) dieselbe in einigen blühenden Exemplaren gesehen, welche aber an der unteren Lichtgrenze zur Entwicklung gekommen waren und nur ein sehr kümmerliches Dasein führten.

Die drei anderen *Geranium*-Arten habe ich in den Wäldern der Umgebung von Friesach angetroffen: *G. phaeum* und *G. Robertianum* häufig, *G. palustre* seltener.[1]

Die vorgeführten Daten über den Lichtgenuß der vorgenannten *Geranium*-Arten, insbesondere die Werte, welche das Maximum und Minimum des relativen Lichtgenusses beziffern, lehren deutlich, welcher Gewinn aus den Studien über den Lichtgenuß in Bezug auf die Lebensweise, speziell in Betreff der Lichtverhältnisse, unter welchen diese Pflanzen in der Natur vorkommen, zu ziehen ist. Ein Vergleich der oben angeführten Standortsdaten mit den mitgeteilten Lichtgenußwerten spricht wohl sehr zu Gunsten der von mir in Vorschlag gebrachten Auffassung und Methode.

---

[1] Bei meinen Beobachtungen über die Frage, wie tief die Geranien in den Wald eindringen, habe ich auch auf einige andere Wiesenpflanzen in derselben Absicht geachtet. Ich wählte hiezu die auf der Friesacher Talsohle häufig vorkommenden Umbelliferen: *Chaerophyllum hirsutum*, *Heracleum sphondylium*, *Pastinaca sativa* und *Pimpinella magna*. Am tiefsten ging *Chaerophyllum hirsutum* in die Tiefe des Waldes $\left(L_{\min} = \frac{1}{18}\right)$, daran reihten sich *Pimpinella magna* $\left(L_{\min} = \frac{1}{12}\right)$ und *Heracleum sphondylium* $\left(L_{\min} = \frac{1}{8}\right)$. *Pastinaca sativa*, auf Wiesen um Friesach gemein, habe ich dort niemals in den Wald eintreten sehen. Aber im lichten Föhrenwalde bei Längsee fand ich sie in schwächlichen verpilzten Exemplaren neben den oben genannten schwächlichen Exemplaren von *Geranium pratense*.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Ich wünsche sehr lebhaft, daß die mitgeteilten Angaben über den Lichtgenuß der untersuchten Geranien zu weiteren ähnlichen Studien Veranlassung geben mögen. Am meisten Vorteil würde aus derartigen Untersuchungen die Pflanzengeographie ziehen können. Es müßten die betreffenden Beobachtungen in möglichst vielen Florengebieten und an möglichst vielen Standorten vorgenommen werden; dann wäre der Pflanzengeograph am besten in den Stand gesetzt, den Lichtgenuß einer Pflanze innerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes mit Rücksicht auf geographische Breite und Seehöhe zu charakterisieren.

II. Dauer der Blüten.

Auf die Morphologie der Blütenstände der Geranien soll hier nicht eingegangen werden. Für die nachfolgende Betrachtung über die Dauer der Blüte der hier in Betracht kommenden vier *Geranium*-Arten genügt es, wenn ich bemerke, daß die Blüten an der Infloreszenz in der Regel paarweise auftreten.[1] Nur sehr selten stehen die Blüten unserer vier *Geranium*-Arten infolge Fehlschlagens einer Blüte einzeln. Welchen morphologischen Wert diese Blütenpaare haben, ist eine Sache, auf die ich hier nicht eingehe. Ich erwähne nur, daß die beiden Blütenstiele eines Paares in den Achseln von vier in gleicher Höhe erscheinenden Nebenblättern zu stehen scheinen, so daß es den Anschein gewinnt, als läge eine falsche Dichotomie vor, als würden also die Blüten in den Achseln von fehlgeschlagenen Laubblättern stehen und als wäre die Terminalknospe völlig abortiert. Die Sache verhält sich übrigens, wie bekannt, gewiß anders, da die Blüten eines Paares ungleichzeitig erblühen, was schon auf den cymösen Charakter der Infloreszenz hindeutet und die Annahme einer durch Fehlschlagen hervorgerufenen Dichotomie ausschließt.

Hier interessiert uns nur das ungleichzeitige Öffnen der Blüten eines Paares, welches höchst augenfällig ist, indem man fast immer eine Blüte eines Paares früher ihre Korollen

[1] Dies gilt nicht nur für alle vier der untersuchten Spezies, sondern für die Mehrzahl der *Geranium*-Arten. Nur bei wenigen Spezies, z. B. bei *G. sibiricum* L., treten die Blüten fast konstant einzeln auf.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

entfalten sieht als die andere. Nur sehr selten kommt ein gleichzeitiges Blühen der beiden Teile eines Paares vor. Aber auch in diesen seltenen Fällen kann man immer leicht konstatieren, daß eine Blüte älter als die andere ist. Die oben genannten Geranien besitzen nämlich dichogame, und zwar protandrische Blüten, d. h. das Andröceum eilt in der Entwicklung dem Gynäceum voran.[1] In einer der Blüten fehlen entweder schon die Antheren, indem sie von Insekten entweder vertragen oder gefressen wurden oder abgefallen sind, und es stehen nur mehr die Filamente, während das Gynäceum sich entweder noch in Entwicklung befindet oder bereits ausgewachsen ist. Gemeinschaftlich ist beiden Blüten nur die vollentwickelte Korolle und selbstverständlich der noch stehen gebliebene Kelch. Von diesen beiden Blüten ist die eine (die ältere), physiologisch betrachtet, weiblich, die andere (die jüngere) männlich. Häufig findet man eine Blüte eines Paares voll entwickelt, während die andere sich noch im Knospenzustande befindet.

In Bezug auf die Zeitfolge des Aufblühens der Blüten eines Paares zeigen die einzelnen der vier genannten Spezies ein verschiedenes Verhalten.

Ein gleichzeitiges Blühen beider Partner eines Paares, also das Vorhandensein schon normal ausgebildeter Korollen an beiden Blüten, habe ich bei *G. pratense* und auch bei *G. phaeum*, freilich selten, unter Hunderten von Paaren ein oder das andere Mal beobachtet. Häufiger fand ich ein solches gleichzeitiges Blühen beider Blüten eines Paares bei *G. palustre*. Hingegen habe ich bei *G. Robertianum* niemals ein gleichzeitiges Blühen der Blüten eines Paares gesehen, obgleich ich Hunderte von blühenden Pflanzen dieser Spezies nach dieser Richtung untersuchte.

---

[1] In seinem Handbuch der Blütenbiologie führt Knuth, Bd. II, I. T., p. 228 an, daß die Blüten von *Geranium* protandrisch, selten protogynisch sind *(G. dissectum* und *pusillum)*. Zudem werden (l. c., p. 228) die Blüten von *G. palustre, pratense* (l. c., p. 230) und *phaeum* (l. c., p. 233) als »ausgeprägt protandrisch« hervorgehoben. Hingegen bezeichnet der Autor die Blüten von *G. Robertianum* unter Hinweis auf Herm. Müller's Untersuchungen (l. c., p. 237) nur als »schwach protandrisch«.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Dieses verschiedene Verhalten erklärt sich auf folgende einfache Weise. Bei *Geranium pratense* dauert das Blühen (vom Hervortreten der Korollblätter aus dem geschlossenen Kelch bis zu deren Abfall) gewöhnlich 1 bis 2 Tage, selten mehr oder auch weniger. Das Zeitintervall im Aufblühen der beiden Einzelblüten eines Paares beträgt auch gewöhnlich 1 bis 2 Tage. So steht im Paare gewöhnlich nur eine geöffnete Blüte und nur bei dem Zusammentreffen von langer Blütezeit und kurzem Intervall erscheinen beide Blüten geöffnet.[1] Häufiger findet man bei *Geranium palustre* beide Blüten gleichzeitig voll geöffnet, weil bei etwa gleichen, 1 bis 2 Tage in Anspruch nehmenden Intervallen die Blüten länger ausdauern (1 bis 3 Tage). Hingegen ist es verständlich, daß die Blüten von *G. Robertianum* stets einzeln auftreten. Die Blüte dauert gewöhnlich nur einen Tag, während das Intervall 2 bis 3 Tage in Anspruch nimmt.[1]

III. Entwicklungsgeschwindigkeit der Blütenteile von Geranium pratense und einiger anderer Pflanzen.

Aus dem geschlossenen Kelche treten bei *Geranium pratense* zuerst die Enden der Korollblätter, dütenförmig geschlossen, hervor. Die Korolle wächst hierauf heran und erscheint zuerst glockenförmig, um sich dann beiläufig in einer Ebene auszubreiten, welche, wie erwähnt, in der Regel vertikal gestellt ist.

---

[1] Über die Dauer der Blüten unserer vier *Geranium*-Arten habe ich in der Literatur keine Angabe gefunden, auch über die Blüten der anderen nicht, mit Ausnahme einiger einschlägiger Daten, welche von Robertson herrühren, von Knuth (l. c., Bd. III, I. Abt., p. 434) angeführt werden und sich auf in Illinois an *Geranium maculatum* angestellte Beobachtungen beziehen. Dieses *Geranium* verhält sich dem genannten Autor zufolge in Bezug auf die Blüteneinrichtung und Befruchtung so wie *G. pratense* und *palustre*. Es heißt bei Robertson, daß bei ungünstigem Wetter die Blüten langsamer ihren Geschlechtszustand ändern; manche Blüten verharren bis zu 3 Tagen im männlichen und andere ebenso lange im weiblichen Zustande. Dagegen durchlaufen die Blüten bei warmem Wetter beide Stadien am nämlichen Tage. Daß der Geschlechtswechsel bei *G. pratense* rascher sich vollzieht, wenn es warm und sonnig ist, als wenn feuchtes, kaltes Wetter herrscht, habe ich oft beobachtet. Es scheint somit, daß die oben hervorgehobene Gleichzeitigkeit des Blühens eines Blütenpaares durch warmes, trockenes Wetter begünstigt werden kann.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Zwischen dem ersten Hervortreten der Korolle und ihrer völligen Ausbildung verstreicht ein verschieden langer Zeitraum. Oft beobachtete ich, daß dieser Zeitraum bloß 4 bis 6 Stunden währte. Er kann aber zwei- und dreimal so lange dauern, und zwar sind es nicht bloß äußere Einflüsse, sondern auch individuelle Eigentümlichkeiten, welche eine Verzögerung in der Entwicklung hervorrufen. Ich ersehe aus meinen Aufzeichnungen, daß an einem und demselben Stocke, ja in gegenüberliegenden Infloreszenzen eines und desselben Sprosses, zwei in gleichem Entwicklungsstadium befindliche Blüten in verschieden langen Zeiträumen aufblühen: die einen erblühten in 4 bis 6, die anderen in 8 bis 12 Stunden.

Die Zeit des Aufblühens ist nicht bestimmt, denn man kann bei *Geranium pratense* zu jeder Zeit des Tages jeden Entwicklungszustand der Blüte beobachten. Am häufigsten scheint die Entwicklung der Korolle zwischen Früh und Mittag stattzufinden. Ich habe in der Zeit, in welcher ich auf diese Verhältnisse am meisten achtete, nämlich Ende Juli, morgens sehr häufig das Hervorbrechen der Korolle, vormittags die Glockenform und später deren Umwandlung in die flach ausgebreitete, vertikal gestellte Blüte gesehen.

Es wurde die Geschwindigkeit, mit welcher die Entwicklung der Blütenteile bei *Geranium pratense* vor sich geht, verfolgt, wobei folgende Resultate erzielt wurden.

Ich berücksichtigte nur jene häufigen Fälle, in welchen die Entwicklung der Korolle, vom ersten Beginn ihres Hervorbrechens aus dem Kelche bis zu ihrer vollkommenen Ausbildung, bloß 4 bis 6 Stunden in Anspruch nahm.

Es betrug, in Mittelwerten ausgedrückt, beim ersten Hervorbrechen der Korolle

die Länge der Kelchblätter	.....	10·5 *mm*
» » » Korollblätter	.....	10·5 »
» » » Staubfäden[1]	.....	4·0 »
» » des Griffels	.....	5·0 »

[1] Die obigen Werte betreffen die Länge der Filamente.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Nach Beendigung des Wachstums der Korolle betrug

die Länge der Kelchblätter .....11·0 *mm*
» » » Korollblätter.....16·5 »
» » » Staubfäden[1].....12·5 »
» » des Griffels..... 7·5 »

Die Blüten von *Geranium pratense* und auch die der anderen oben genannten *Geranium*-Arten sind, wie schon erwähnt, dichogam, und zwar protandrisch; es kommen also die männlichen Organe rascher zur Reife als das weibliche Organ. Bei *Geranium pratense* wächst das ganze Gynäceum noch weiter, wenn das Wachstum der anderen Blütenteile schon beendigt ist. Erst 5 bis 6 Stunden nach Beendigung des Wachstums der anderen Blütenteile und manchmal auch später hat der Griffel seine volle Länge erreicht, welche im Mittel 10 *mm* beträgt.

Es berechnen sich die stündlichen Zuwächse, von dem Hervorbrechen der Krone angefangen bis zur Erreichung der vollen Länge der einzelnen Organe, in Mittelwerten ausgedrückt, auf eine Entwicklungsdauer von 5, beziehungsweise 10·5 Stunden bezogen, folgendermaßen:

Zuwachs der Kelchblätter.....0·100 *mm*
» » Korollblätter .....1·200 »
» » Staubfäden .....1·700 »
» des Griffels .....0·238 »

Dieser Zusammenstellung ist zu entnehmen, daß vom Hervorbrechen der Korolle angefangen bis zur vollkommenen Ausbildung der Blüte der Kelch nur sehr wenig wächst, bedeutend rascher der Griffel, daß aber Krone und Staubfäden ein sehr beträchtliches Wachstum aufweisen.

Selbstverständlich variiert die Wachstumsgeschwindigkeit der Blütenteile, abgesehen von individuellen Abweichungen, je nach den äußeren Vegetationsbedingungen. In den warmen Julitagen erfolgt das Wachstum rascher als an kühlen Tagen des September. Trockenheit verzögert gleichfalls wie niedere Temperatur das Wachstum. Bei großer Bodentrockenheit verzögert sich die Entwicklung nicht unbedeutend. Es kann

[1] Die obigen Werte betreffen die Länge der Filamente.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

vorkommen, daß die Weiterentwicklung des Griffels stille steht. Ein Gleiches habe ich auch oft an abgeschnittenen Blütensprossen, welche mit dem unteren Ende in Wasser tauchten, beobachtet.

Auch unter Wasser geht die Entwicklung einer abgeschnittenen, auch ihres Stieles beraubten Blüte vom Beginn des Aufbrechens der Korolle anscheinend ganz normal vor sich, woraus zu schließen ist, daß bei der diesem Entwicklungsstadium folgenden Weiterentwicklung der Blüte dieselbe keiner Zufuhr plastischer Stoffe vom Stiel her bedarf. Zur Entwicklung ist aber — bei mittlerer Temperatur — ein Zeitraum von 18 bis 20 Stunden erforderlich. Die Blüte öffnet sich unter Wasser nicht vollständig, sondern bleibt glockenförmig. Sobald die unter Wasser zur Entwicklung gekommenen Korollblätter vollkommen ausgewachsen sind, erfolgt gewöhnlich sofort oder ein paar Stunden später ihre organische Ablösung, während, wie wir gesehen haben, die Korolle sich im völlig ausgebildeten Zustande 1 bis 2 Tage erhält. Die rasche Ablösung wirft ein Licht auf den Modus dieses Vorganges, welcher auf großer Turgeszenz der Zellen der Trennungsschicht beruht. Inwieweit noch Mazeration durch Säuren die Ablösung unterstützt, bleibe hier unerörtert.

Die Geschwindigkeit, mit welcher das Wachstum der Korolle und der Staubfäden bei *Geranium pratense* erfolgt, scheint mit der kurzen Dauer dieser Organe im Zusammenhange zu stehen. Schon der Vergleich mit den anderen Blütenteilen, Kelch und Gynäceum, welche mit viel längerer Dauer ein beträchtlich langsameres Wachstum verbinden, bildet eine Stütze für diese Annahme. Vielleicht besteht ein solcher Zusammenhang in weiterer Verbreitung, als bisher angenommen wurde. Möglicherweise geht bei Blüten stets mit rascher Wachstumsgeschwindigkeit eine kurze Dauer der betreffenden Organe parallel. Es wäre indes gewagt, dies jetzt schon behaupten zu wollen, obgleich manche bereits bekannt gewordene Tatsache die Existenz einer solchen Relation zu bekräftigen scheint, z. B. das bekannte, von Askenasy

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

entdeckte, ungemein rasche Wachstum der Gramineen-Antheren.[1]

Ein durchgreifendes Zusammenfallen von hoher Wachstumsgeschwindigkeit und kurzer Dauer ist gewiß nicht zu erwarten, da schon jetzt Tatsachen bekannt sind, welche einer solchen Auffassung geradezu widersprechen. Ich erinnere an die enorme Wachstumsgeschwindigkeit des Bambusrohres. Es ist dies eine der größten Wachstumsgeschwindigkeiten, welche man bisher im Pflanzenreiche beobachtete; sie ist etwa so groß als das schon berührte fast plötzliche Heranwachsen der Staubfäden von Roggen und Weizen vor dem Stäuben der Antheren. Der so rasch wachsende Bambushalm hat aber eine lange Dauer. Es werden indes auch mit Rücksicht auf die ganze Entwicklung der Pflanze sich zahlreiche Fälle ergeben, in welchen rasche Ausbildung und kurze Dauer oder langsame Entwicklung und lange Dauer zusammenfallen. Man denke an das sprichwörtlich gewordene rasche Aufschießen der saftreichen Pilze (richtiger ihrer Fruchtkörper) und an deren rasche Vergänglichkeit, während bei wasserarmen Pilzen gewöhnlich sehr langsames Wachstum mit langer Dauer verbunden ist. Zweifellos existieren Relationen zwischen Entwicklungsgeschwindigkeit und Lebensweise, die sich aber nicht in einen einfachen Satz einzwängen lassen, da sie zumeist tiefere Gründe haben, als der Augenschein im einzelnen Falle zu lehren scheint.

Ich bringe all dies nur als Anregung zu weiteren Studien vor und begnüge mich mit der Vorführung einiger Beobachtungen über den Zusammenhang von Wachstumsgeschwindigkeit und Dauer von Korollblättern, welche ich in Friesach im Anschlusse an die auf *Geranium pratense* Bezug nehmenden, oben mitgeteilten Messungen angestellt habe.

Ich verglich die Geschwindigkeit des Wachstums der Korollen von *Geranium pratense* mit jener der Korolle des Gartenwindlings *(Ipomoea purpurea),* welche bei gutem Wetter im Sommer sich gewöhnlich nur einen halben Tag oder etwas länger erhält, ferner mit den Korollen der Sonnenblume

[1] Hierüber und über Wachstumsgeschwindigkeiten überhaupt s. Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 4. Aufl., p. 285 ff.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

(Helianthus annuus) und der Ringelblume *(Calendula officinalis)*.

Die Korollen des Windlings hatten vor dem Öffnen eine mittlere Länge von 28 *mm*. Sie wuchsen in 20 Stunden bis zu völliger Ausbildung der Blumenkrone auf durchschnittlich 60 *mm* heran.

Die Spielart der Sonnenblume, welche ich zur Beobachtung benützte, hatte Randblüten, deren Korollen eine Länge von 70 *mm* erreichten. Beim Öffnen der Blütenköpfe hatten diese Korollen eine Länge von durchschnittlich 5 *mm*. Sie wuchsen zu der genannten Länge in 5 Tagen (im August bei warmem Wetter) heran. Ein sehr schwaches Wachstum war über diese Zeit hinaus bei aufmerksamer Beobachtung auch noch zu bemerken, doch habe ich dies nicht in Rechnung gebracht und habe den Zuwachs bloß auf 5×24 Stunden bezogen. Die betreffenden Blütenköpfe wurden durch 11 Tage von Bienen besucht, aber auch über diese Zeit hinaus blieben die Kronblätter noch erhalten.

Die Korollen der Randblüten von *Calendula officinalis* hatten im Beginne des Öffnens der Blütenköpfe eine Länge von 6 *mm*. Sie erreichten in 5 Tagen eine Länge von 16 *mm*. Die Korollen erhielten sich durch 10 Tage in völlig frischem Zustande. Hierauf begannen sie zu welken, während gleichzeitig die Früchtchen heranwuchsen.

Die Beobachtungen über den (mittleren) stündlichen Zuwachs und über die (mittlere) Dauer der Korolle der vier genannten Pflanzen sind der folgenden Tabelle zu entnehmen:

	Zuwachs pro Stunde	Dauer der Korollen
Korolle von *Geranium pratense*	1·2 *mm*	30 Stunden
» » *Ipomoea purpurea*	1·6 »	10 »
» » *Helianthus annuus*	0·45 »	264 »
» » *Calendula officinalis*	0·08 »	240 »

IV. Richtungsbewegungen der Blüten von Geranium pratense und einiger anderer Geranium-Arten.

Ich habe schon in der Einleitung auf die Lage der Blüten von *Geranium pratense* hingewiesen. So charakteristisch die-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

selbe ist, so habe ich doch in keinem floristischen Werke oder sonst in einer Schrift, welche die Beschreibung der Geraniaceen zum Gegenstande hat, dieselbe erwähnt gefunden. Andere Lagezustände von Geranienblüten bestimmten aber doch einige Botaniker der systematischen Richtung, dieselben als Merkmale in den Diagnosen der Arten oder Gruppen zu berücksichtigen.

So hat z. B. Koch[1] bei der Charakterisierung der deutschen Geranien solche Arten unterschieden, bei welchen die Blütenstielchen nach dem Verblühen abwärts geneigt sind *(G. palustre, pratense, sibiricum, pyrenaeicum, pusillum, dissectum, columbinum, rotundifolium, molle, lucidum, divaricatum)*, und andere, bei welchen die Blütenstielchen nach dem Verblühen aufgerichtet sind *(G. macrorhizum, nodosum, sylvaticum, aconitifolium, bohemicum)*. Bei *G. phaeum, sanguineum* und *Robertianum* heißt es, daß die Blütenstielchen nach dem Verblühen »etwas abwärts geneigt« seien. Sonst wird von Koch noch *G. argenteum* genannt, bei welcher Pflanze rücksichtlich der Richtung des Blütenstiels überhaupt nichts angegeben ist.

In ähnlicher Weise werden in neueren einschlägigen Werken die Richtungen der Blütenstielchen vor und nach dem Blühen berücksichtigt. Es gehen aber die auf Blüten-, beziehungsweise Fruchtstellung Bezug nehmenden Daten kaum über die genannten, von Koch verwerteten Kennzeichen hinaus und nirgends fand ich, auch nicht in der physiologischen und ökologischen Literatur eine vollständige Beschreibung der Lageänderung der *Geranium*-Blüte von der Anlage an bis zur Fruchtreife, wie ich sie plante und zunächst für *Geranium pratense* durchführte, vor.

In den ersten Entwicklungsstadien, die sich nur mikroskopisch verfolgen lassen, ist die Blütenknospe nach aufwärts gerichtet, ihr Träger (das Blütenstielchen) ist gerade. Weiterwachsend wendet sie sich sukzessive nach abwärts, sie nickt, indem das Blütenstielchen sich nach abwärts krümmt. Auch

[1] Koch, Taschenbuch der deutschen und Schweizer Flora, 3. Aufl., Leipzig 1851, p. 103 ff.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

die ganze Infloreszenz nickt, indem die Infloreszenzachsen ähnliche Krümmungen wie die Blütenstielchen durchmachen. Diese Abwärtskrümmung der Blütenstielchen und der Infloreszenzachsen sind bereits mit freiem Auge wahrnehmbar.

Ich werde erst weiter unten die Ursachen all dieser Krümmungsbewegungen aufzuklären versuchen. Einstweilen gehe ich nur rein deskriptiv vor und will nur an die schon vorgeführten Lageveränderungen jene reihen, welche sich später vollziehen.

Wir haben bis jetzt zwei Lagezustände der Blütenknospen unserer Pflanze kennen gelernt: anfangs sieht die Knospe nach aufwärts, später nach abwärts. Würde in dieser letzteren Lage die Knospe sich öffnen, so würde sie nach abwärts schauen. Aber infolge einer Lageänderung der Blütenstielchen, welche beim Aufblühen sich vollzieht, wird, wie schon mehrmals gesagt, die Blütenapertur vertikal, die Blüte schaut, wenn ich mich so ausdrücken darf, geradeaus.

Es sind zwei Lageänderungen des Blütenstielchens möglich, welche zu dieser Stellung der Blütenapertur führen: entweder wird das Stielchen gerade und die sich öffnende Blüte kommt durch Selbstregulierung in die beschriebene Lage oder das Stielchen ändert seine Krümmung so lange, bis die Blütenapertur vertikal geworden ist. Aber auch in dem ersteren der beiden angenommenen Fälle muß zum mindesten das oberste Ende des Blütenstielchens in den Richtungsprozeß eingreifen, sonst müßte die Blüte nach aufwärts schauen. Die Beobachtung lehrt nun, daß eine Geradestreckung des Blütenstielchens nicht eintritt, dasselbe vielmehr eine neue Krümmung annimmt, bei welcher die Vertikalstellung der Blütenapertur erfolgt.

Diese Stellung wird erst dann erreicht sein, wenn das gekrümmte Stielchen an seinem obersten Ende, wenn auch nur in einer kurzen Strecke, horizontal gerichtet ist. In der Tat steht das obere Stielende in jedem Entwicklungsstadium der Blüte senkrecht zur Blütenöffnung. Daraus möchte man anzunehmen geneigt sein, daß die Blüte weder durch ihr Gewicht noch auf eine andere Art selbsttätig in die Annahme jener Stellung eingreift, welche die vollgeöffnete Blüte einnimmt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Wäre dies richtig, so würde die Lage der Blüte ganz und gar von der Richtungsbewegung des Stielchens abhängig sein. So hat es den Anschein; allein einer aufmerksamen Beobachtung wird es nicht entgehen, daß in schwächerem oder stärkerem Grade die charakteristische Lage der Blüte anfangs überschritten wird, so daß dieselbe, um mich bildlich auszudrücken, anfänglich mehr oder weniger stark ausgeprägt nach oben schaut. Es geschieht dies, wenn die Blüte noch nicht vollkommen geöffnet ist und noch eine glockenförmige Gestalt besitzt. Diese Glocken erheben sich und richten sich erst später, nämlich bei vollkommener Öffnung, so, daß die Apertur der Blüte vertikal wird. Die später wieder rückgängig gemachte Bewegung spricht sich in mehr oder minder starkem Maße aus; dabei erreicht die Blütenachse gewöhnlich nicht die vertikale Richtung und überschreitet diese niemals. Diese Aufrichtungstendenz der Blüte ist um so mehr ausgesprochen, je feuchter die Luft ist. Bei Kultur im absolut feuchten Raume erheben sich die Blütenstiele sehr stark und erreichen manchmal die vertikale Richtung. Wie sich die äußeren Verhältnisse auch immer gestalten mögen, auch im absolut feuchten Raume neigt sich die mehr oder minder aufgerichtet gewesene Blüte wieder so weit, bis die Apertur der Blüte vertikal geworden ist. Wie schon gesagt, es tritt die Erhebung der sich öffnenden Knospe in sehr verschiedenem Grade ein und nicht selten hat es den Anschein, als würde sich diese Erhebung gar nicht einstellen, mit anderen Worten: es scheint, als würde die nach abwärts gekehrte Knospe beim Aufblühen sich nur so weit erheben, bis die Apertur der Blüte vertikal geworden ist.

Aber diese vertikale Stellung der Blütenapertur wird nicht fortwährend eingehalten. Bei Regen und starkem Taufall tritt ein schwaches Nicken der Blüten ein, welches aber bei trockenem Wetter verschwindet. Bei starkem Winde wird die normale Blütenlage in sehr unregelmäßiger Weise verändert, wobei die Blüte gewöhnlich mehr oder weniger nickt, aber bald nachdem die Luft ruhig geworden ist, stellt sich wieder die normale Blütenlage ein.

Wenn man von jenen Fällen absieht, in welchen das anfängliche »Aufwärtsschauen« der Blüte nicht in Erscheinung

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

tritt, weil, wie ich meine, in diesen Fällen die Aufwärtsbewegung so schwach ausgeprägt ist, daß sie sich dem Augenschein entzieht, so nimmt die Blüte, vom ersten Entwicklungsstadium angefangen bis zur Anthese, d. i. bis zum völligen Aufgeblühtsein, vier verschiedene Lagen ein: sie steht zuerst aufrecht, nickt dann, erhebt sich so, daß sie aufwärts sieht, um endlich die Vertikalstellung der Apertur zu erreichen.

Nach vollzogener Befruchtung treten aber neue Lageänderungen ein. Nach Abfall der Krone richtet sich der Stiel wieder nach abwärts. Die nach abwärts gerichtete junge Frucht ändert aber noch vor der Fruchtreife wieder ihre Lage, indem sie sich nach aufwärts krümmt. Diese letztere Bewegung erfolgt aber in zweierlei Weise: entweder so, daß sich der Fruchtstiel vom Gelenke aus erhebt und in diesem Falle gerade gestreckt erscheint, oder indem der Fruchtstiel sich nach aufwärts krümmt.

Wie aus diesen Beobachtungen hervorgeht, nimmt die Blüte im Gange ihrer Entwicklung, vom Knospenzustande angefangen bis zur Fruchtreife, abwechselnd sechs verschiedene Lagen ein (natürlich von den Zwischenlagen abgesehen): dreimal erscheint die Blüte (beziehungsweise die Knospe oder die Frucht) aufrecht, zweimal abwärts gerichtet und einmal so gerichtet, daß die Blütenapertur vertikal gerichtet ist.

Die Lageänderungen der Blüten der anderen oben genannten *Geranium*-Arten konnte ich leider nicht mit derselben Aufmerksamkeit verfolgen. Doch gehen aus meinen Aufzeichnungen immerhin einige interessante einschlägige Resultate hervor.

Geranium palustre scheint sich im wesentlichen so wie *G. pratense* zu verhalten bis auf folgende Besonderheit. Bei freier Exposition bildet diese Pflanze nicht wie *G. pratense* Vorderlichtblüten. Wohl geschieht dies aber, wenn sie bei der Entwicklung der Knospe und später bis zur Anthese konstant einseitiger Beleuchtung ausgesetzt war.

Auch *G. phaeum* scheint sich im wesentlichen ähnlich so wie *G. pratense* zu verhalten. Erstere weicht aber zunächst

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

von letzterer darin ab, daß die Blütenapertur niemals vertikal ist, auch nicht bei einseitiger Beleuchtung, vielmehr ist die Korolle mehr oder weniger stark vorgeneigt, sie schaut, um mich eines früheren bildlichen Ausdruckes zu bedienen, etwas nach abwärts. Denkt man sich an den obersten Punkten der Korolle eine symmetrische Tangierungsebene gelegt, so schließt diese mit dem Horizont einen Winkel bis zu 60 Graden ein. Dazu kommt noch eine andere Eigentümlichkeit, welche ich bei den Blüten der anderen drei *Geranium*-Arten niemals gesehen habe. Wenn die Blüte — nach erreichter Anthese — einen halben oder einen ganzen Tag alt geworden ist, so erscheint jedes Kronenblatt epinastisch gekrümmt, so zwar, daß die Korolle einem flachen Kegel gleicht, dessen Spitze der Mitte der Blüte entspricht.[1]

Wieder anders verhält sich *Geranium Robertianum*. Die Blüten sind im ganzen fortwährend nach oben gerichtet, aber in höchst verschiedener Neigung zum Horizont. Selten wird eine genau aufrechte Stellung erreicht und, soviel ich gesehen habe, niemals eine genau horizontale. Im Vergleiche zu den früher genannten drei *Geranium*-Arten ist der Wechsel der Blütenlage bei *G. Robertianum* der geringste, die schließliche Lage der Blüte aber die wechselvollste.

Die Ursachen der Blütenlage dieser vier Geranien zu entwirren, nämlich nachzuweisen, was spontan und angeboren und was auf äußere Einwirkungen zu setzen ist, bildet einen

---

[1] Wie ich nachträglich dem Werke Knuth's entnehme, ist das oben beschriebene Überneigen der Blüten von *Geranium phaeum* nicht ganz übersehen worden. Es heißt dort (l. c., II, 1. Abt., p. 233) unter Hinweis auf Mac Leod: Die Blüten dieser Pflanze stehen senkrecht und hängen sogar ein wenig über.

Auch die epinastische Krümmung der Blütenblätter von *Geranium phaeum* finde ich an dieser Stelle erwähnt. Es heißt hier unter Bezugnahme auf Kirchner: »Im Anfange der Blüten breiten sich die Kronblätter zu einer Fläche von 22 *mm* Durchmesser aus, schlagen sich aber bald so weit nach hinten zurück, daß der Durchmesser nur noch 18 *mm* beträgt.«

Nach meinen Aufzeichnungen stellt die oben genannte Epinastie sich nach erfolgter Befruchtung ein. Ob diese Epinastie eine Folge der Befruchtung ist, muß ich aber dahingestellt sein lassen, da ich den entscheidenden Gegenversuch nicht machte, welcher darin bestehen müßte, das Verhalten der Blüte bei Ausschluß der Befruchtung zu beobachten.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

schwierigen Gegenstand, der ohne eingehende experimentelle Studien nicht ergründet werden kann. Derartige Studien konnte ich, wie schon oben erwähnt, in meiner Sommerruhe zu Friesach, wo ich, fern von den Behelfen eines physiologischen Laboratoriums, nur mit den primitivsten Mitteln arbeiten konnte, nicht ausführen. Wohl habe ich den lebhaftesten Wunsch, bei späterer Gelegenheit diese Fragen wieder aufzunehmen und der Lösung näher zu bringen. Allein in meinen Jahren ist es nicht so gewiß, daß ich noch dazu komme. Und so mögen die hier vorzubringenden Bemerkungen über die Ursachen der Blütenbewegungen der Geranien, falls ich sie selbst nicht mehr zu verfolgen in die Lage kommen sollte, zu weiteren Forschungen anregen.

Die nachfolgenden Versuche, die Blütenbewegungen zu erklären, beziehen sich ausschließlich auf *Geranium pratense.*

Die anfängliche Stellung der Blütenknospen ist, soweit es die Raumverhältnisse der tragenden Achse zulassen, eine aufrechte. Das Blütenstielchen ist gerade, es ist, wie man sich jetzt häufig auszudrücken pflegt, autotrop oder, um mit einer anderen Terminologie nicht in Kollision zu geraten, geradlinig-autotrop.

Dieser Lage der Knospe und ihres Trägers folgt sukzessive die nach abwärts gekrümmte Lage, welche, wie man ja ohneweiters sieht, durch die Krümmung des tragenden Stielchens bedingt wird. Die entscheidenden Experimente, wie ich solche früher bezüglich anderer Organe ausführte,[1] konnte ich in Friesach nicht unternehmen. Nach meinen anderweitigen Erfahrungen[2] kann ich mich nicht zu der Ansicht bekennen, daß hier eine Form des positiven Geotropismus vorliege, sondern neige zu der Meinung, daß die Abwärtskrümmung des Stielchens durch die Last der Blütenknospe verursacht werde. Ich habe mich so vielfach davon überzeugt, daß, wenn die Achse einer Pflanze eine relativ große Last an ihrem oberen, weichen, plastischen Ende zu tragen hat — in der Regel eine

---

[1] Wiesner, Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Diese Sitzungsber., Bd. 111 (1902), p. 733 ff.

[2] L. c. p. 734 ff. und p. 743 ff.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Knospe — in solchen Fällen niemals positiver Geotropismus im Spiele ist, sondern immer eine Lastkrümmung. Ich halte also dafür, daß hier eine Lastkrümmung anzunehmen ist. Ich unterscheide zwei Arten der Lastkrümmung, die tote und die vitale. Was ich unter toter und unter vitaler Lastkrümmung verstehe, habe ich bei früherer Gelegenheit auseinandergesetzt.[1]

Ich will nur daran erinnern, daß ich unter toter Lastkrümmung ein Verhalten von Pflanzenorganen verstehe, welche sich, von einer Last in Anspruch genommen, so verhalten wie tote, gewöhnlich wie »fließende« feste Körper, und daß unter vitaler Lastkrümmung jenes Verhalten von Pflanzenorganen zu verstehen ist, bei welchem diese letzteren auf die Wirkung von Belastungen eine im Leben begründete Reaktion ausüben, sei es durch eine Gegenkrümmung, sei es durch eine in Organisationsverhältnissen begründete Fixierung der Krümmung oder auf andere Art.

Wenn ein durch eine Last gekrümmtes Organ bei Umkehrung nicht gleich die entgegengesetzte Krümmung annimmt, so spricht dies noch nicht gegen das Vorhandensein einer toten Lastkrümmung. Denn wenn auch bei großer Biegsamkeit von Pflanzenorganen durch eine Umkehrung der Krümmung die Umkehrung der Lage hervorgerufen werden kann, so ist die Regel doch die, daß der betreffende einer toten Lastkrümmung unterworfene Körper, wie schon angedeutet, sich so wie ein »fließender fester Körper« (Wachs, Blei etc.) verhält, also nur eine langsame Zurückkrümmung zuläßt.

Die Kennzeichen der toten Lastkrümmung treffen hier nicht zu. Ich habe aber in Friesach auch nicht die Mittel gehabt, um eine etwa vorhandene vitale Lastkrümmung direkt nachzuweisen und zu entscheiden, ob bei dieser Abwärtskrümmung nur positiver Geotropismus im Spiele sei.

Aber ich habe Versuche angestellt, welche mit Wahrscheinlichkeit dafür zu sprechen scheinen, daß die Krümmung der Blütenstielchen, welche zum Nicken der Blütenknospen führt, auf vitaler Lastkrümmung beruhe.

[1] L. c. p. 734 ff.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Läßt man die ganze junge, noch mit Blütenknospen besetzte Infloreszenz vor dem Aufblühen so lange welken, bis die Knospen in jeder Lage der Achse sich nach abwärts richten, also die einseitige Krümmung, welche im normalen Zustande durch die Last der Knospe hervorgerufen wurde, aufgehoben und in die entgegengesetzte umgewandelt erscheint, taucht man sodann den welken Blütenstand unter Wasser, bis er wieder turgesziert, so nehmen die Blütenstiele wieder jene Krümmung an, welche sie im Leben eingenommen hatten. Bei einiger Vorsicht und mit dem erforderlichen Geschick gelingt es, zu zeigen, daß sich die gekrümmten Blütenstielchen genau so verhalten wie die nickenden Glieder der Infloreszenzachse. Auch hier tritt die Krümmung der schlaff gewordenen, gerade gestreckten, durch Belastung nach jeder Richtung hin biegsam gewordenen Gebilde wieder ein, sobald man sie durch Untertauchen in Wasser wieder turgeszent gemacht hat.

Während der im Leben vor sich gegangenen Krümmung müssen in den Zellen, und zwar entweder in deren Membranen oder in ihrem Protoplasma oder in beiden Veränderungen eingetreten sein, welche durch Aufhebung des Zellturgors nicht zum Verschwinden gebracht werden können.

Nach all den Versuchen, welche ich mit durch tote Lastkrümmung hervorgerufenen Organen angestellt habe, möchte ich schließen, daß wir in den Krümmungen der Blüten von *Geranium pratense* keine tote Lastkrümmung vor uns haben. Es sind offenbar während des Lebens der betreffenden jugendlichen, im plastischen Zustande befindlichen Stengelorgane während der Abwärtskrümmung Veränderungen vor sich gegangen, welche als Reaktion des lebenden Organismus auf die sich einstellende Krümmung aufzufassen sind, Veränderungen, welche durch Welkung verschwunden zu sein scheinen, aber faktisch nicht aufgehoben wurden.

Es ist deshalb wohl wahrscheinlich, daß hier eine vitale Lastkrümmung vorliegt. Eine solche stellt sich nach zahlreichen von mir angestellten Beobachtungen, wie schon bemerkt, ungemein häufig ein, wenn ein derartiges jugendliches, plastisches Stengelglied durch einen schwereren, an seinem oberen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Ende befindlichen Körper — hier durch eine Blütenknospe — belastet wird.[1] Allein ob eine Lastkrümmung hier faktisch vorliegt, kann, wie schon gesagt, nur durch das Experiment mit Sicherheit entschieden werden.

Ich möchte aber hier versuchen, zu zeigen, daß das vorgeführte Verhalten der gewelkten und später wieder zur Turgeszenz gebrachten Blütenstiele mit Wahrscheinlichkeit darauf schließen läßt, daß hier keine tote Lastkrümmung vorliegt.

Wenn ich analoge Versuche mit in toter Lastkrümmung befindlichen Organen anstelle, so komme ich nicht zu dem gleichen Resultate, wohl aber, wenn ich mit Organen experimentiere, bei welchen ich mich auf exakte Weise überzeugt habe, daß sie einer vitalen Lastkrümmung unterliegen, z. B. mit den Blütenstielen des Mohns *(Papaver Rhoeas)*.[2] Ich beobachtete, daß bereits deutlich durch die Last gekrümmte Blütenstiele des Mohns, nachdem sie im welken Zustande in jeder Lage durch das Gewicht der Knospe zur Abwärtskrümmung zu bringen sind, nach Herstellung des ursprünglichen Turgors wieder jene Krümmung annehmen, welche im Beginne des Versuches vorhanden war.

Ich habe ferner mit mehreren heliotropisch oder geotropisch oder infolge spontaner Nutation gekrümmten Organen derartige Welkungsversuche vorgenommen und habe hierbei zweierlei beobachtet: entweder wird durch die Welkung die Krümmung nicht aufgehoben (geotropisch gekrümmte Keimwurzeln von Mais etc.; geotropisch gekrümmte Keimstengel von *Phaseolus*, nutierende Sproßspitzen derselben Pflanze etc.) oder aber sie wird aufgehoben, aber es gelingt an den schlaffen, nach allen Richtungen zum Überhängen geeigneten Organen nicht mehr oder nur in geringem Grade, durch Zuführung von Wasser die ursprüngliche geotropische oder heliotropische Krümmung hervorzurufen (Keimstengel von *Lepidium sativum*, *Helianthus annuus* etc.).

Es hat nach den bisher durchgeführten Untersuchungen den Anschein, als würde das vorgeführte Verhalten, nämlich

[1] Wiesner, Studien über den Einfluß der Schwerkraft etc., l. c.

[2] L. c., p. 747 ff.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

die durch neu eingeleiteten Turgor erfolgende, rasch eintretende und vollständig sich vollziehende Wiederherstellung der ursprünglichen Krümmung eines Organes nach Aufhebung derselben durch Welkung, auf das Vorhandensein von vitaler Lastkrümmung hinweisen.

Es wird aber erst zu untersuchen sein, ob das vorgeführte Verhalten als ein sicheres Anzeichen einer vitalen Lastkrümmung zu betrachten ist. Vor allem möchte ich aus den wenigen Versuchen über das Verhalten zum Welken gebrachter heliotropisch oder geotropisch gekrümmter Stengel, beziehungsweise Wurzeln noch nicht ableiten, daß alle derartigen Organe sich stets so verhalten wie die oben genannten. Und auch die spontan nutierenden wären diesem Verfahren zu unterziehen, obwohl ich kaum zweifeln möchte, daß dieselben sich stets so verhalten, wie ich es oben beschrieb. Zur Entscheidung dieser Fragen müßten viel umfassendere Untersuchungen angestellt werden. Aus den wenigen von mir unternommenen ergibt sich das abgeleitete Resultat nur mit Wahrscheinlichkeit.

Ich leite also aus meinen Versuchen bloß mit einiger Wahrscheinlichkeit ab, daß die erste Abwärtskrümmung der die Blütenknospen tragenden Stielchen auf vitaler und nicht auf toter Lastkrümmung beruhe. Die Möglichkeit einer geotropischen Abwärtskrümmung ist aber nicht ausgeschlossen. Wie schon bemerkt, war ich in Friesach nicht in der Lage, die erforderlichen beweisenden Experimente durchzuführen.

Ich habe ferner die Wahrnehmung gemacht, daß das Welken der Infloreszenzachsen des genannten *Geranium* rascher erfolgt, wenn man an den abgeschnittenen, mit Blütenknospen besetzten Sprossen die Laubblätter beläßt. Diese entreißen den Blütenachsen einen Teil des Wassers. In minderem, aber doch noch nachweisbarem Grade erfolgt eine solche Absaugung von Wasser auch an der lebenden Pflanze, insbesondere unter den Bedingungen starker Transpiration und ungenügender Bodenfeuchtigkeit. Es ist hieraus zu entnehmen, daß durch diesen Absaugungsprozeß (»absteigender Wasserstrom«) das Nicken der Blütenknospen auch an der lebenden,

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

im Boden wurzelnden Pflanze befördert wird. Würde das Nicken der Blütenstiele durch positiven Geotropismus erfolgen, so würde die Absaugung des Wassers denselben nicht nur nicht befördern, sondern geradezu schwächen, da alle Formen der paratonischen Nutation unter sonst gleichen Umständen am kräftigsten bei stärkstem Turgor eintreten.

Der während der Abwärtskrümmung der Blütenknospen herrschende Zustand der Plastizität der Blütenstiele (und der Infloreszenzachsen) verringert sich mit der Weiterentwicklung der Blüte immer mehr und mehr. In dem Wachstumsstadium der Stiele, in welchem die Knospe sich öffnet, nehmen dieselben einen anderen physiologischen Charakter an; sie werden, wenn auch im geringen Grade, negativ geotropisch.[1]

Daß die anfangs hängende Knospe im aufgeblühten Zustande die hier schon oft genannte normale Stellung annimmt, kommt unter Mitwirkung von negativem Geotropismus der Blütenstiele zu stande, der sich bei starker Turgeszenz der letzteren am kräftigsten betätigt. Denn nur so läßt sich die schon oben angeführte Tatsache erklären, daß beim Öffnen der Blüten im absolut feuchten Raume die glockenförmig geöffneten Blüten sich so weit erheben können, daß die Blütenapertur schief oder genau nach oben gewendet erscheint.

Wie es kommt, daß die Apertur der völlig geöffneten Blüte in die vertikale Lage gelangt und in dieser während der Anthese verharrt, ist eine schwierige Sache, welche ich noch nicht genügend aufzuklären vermag. Aber so viel ist sicher, daß bei den Blüten von *Geranium pratense* und wohl bei allen »Vorderlichtblüten« eine Ruhelage, ein Gleichgewichtszustand, sich einstellt, wenn die Blütenblätter sich (angenähert) in einer vertikalen Ebene ausbreiten. Es liegt am nächsten, anzunehmen, daß hier zwei antagonistische Kräfte sich ins Gleichgewicht setzen: die durch die Last der Blüte verursachte Abwärtsbewegung des Stielchens und die durch den negativen Geotropismus bedingte Aufwärtsbewegung derselben. Aber diese Aufstellung müßte erst durch das Expe-

[1] Inwieweit dabei auch positiver Heliotropismus nachzuweisen ist, wird erst weiter unten erörtert werden.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

riment sichergestellt werden. Andere Möglichkeiten will ich hier nicht weiter in Betracht ziehen.

Wenn man während des Blühens die Sprosse so richtet, daß die normale Stellung der Blüten aufgehoben wird, so findet man, daß nach einiger Zeit die normale Stellung wieder hergestellt wird. Es kommt dies unter Mitwirkung der Knoten der Sprosse zu stande. Die Sprosse von *Geranium pratense* sind wie Grashalme gegliedert: Knoten und Stengelglieder wechseln miteinander ab. Wie die Grasknoten, so sind auch diese Knoten negativ geotropisch. Werden die blühenden Sprosse horizontal fixiert, so tritt einer oder es treten einige der Knoten derart in Aktion, daß die Blüte nahezu in die normale Stellung kommt und alsbald diese unter Mitwirkung des Blütenstiels erreicht wird.

Daß die Blüten von *Geranium pratense* durch positiven Heliotropismus der Blütenstandsachsen sich dem Lichte zuwenden, kann nicht zweifelhaft sein, wenn man die Pflanze auf Standorten beobachtet, auf welchen sie einseitig stark beleuchtet ist, z. B. am Waldrande oder an einer Mauer, einem Zaune u. dergl., wo ihr das Licht von der einen Seite reichlich zufließt, während sie von der anderen Seite nur ein sehr schwaches Licht empfängt. An solchen Standorten ist der relative Lichtgenuß der Pflanze nahezu gleich $\frac{1}{2}$. Hier sieht man sehr auffällig, daß alle Blüten der Pflanze gegen das Licht gewendet sind; selbst die ihrer Anlage nach an der Rückseite der Infloreszenzachsen inserierten erscheinen in der Anthese nach vorn gewendet.

In welcher Weise der Heliotropismus eingreift, um dieses Wenden aller Blüten der Pflanze zum Lichte zu bewirken, ist nicht so ohneweiters einzusehen. Die Blüten selbst verhalten sich hierbei selbstverständlich völlig passiv. Ihre unmittelbaren Träger, die Blütenstielchen, sind nur in sehr geringem Grade heliotropisch, sie tragen durch diese Eigenschaft zum Wenden der Blüten zum stärksten Lichte hin nichts oder nur sehr wenig bei. Dieses bewirken die älteren Blütenstandsachsen, welche in weit höherem Maße heliotropisch sind. Sie neigen sich heliotropisch nach dem stärksten Lichte hin und bewirken, daß alle

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Blütenknospen nach der Lichtseite überhängen. Indem nun die sich öffnenden Blüten in der früher geschilderten Weise sich erheben und ihre Aperturen vertikal stellen, müssen alle Blüten nach dem stärksten Lichte hinschauen. Das Überhängen der Blütenknospen nach dem Lichte hin wird also dadurch befördert, daß infolge des Heliotropismus der älteren Teile der Infloreszenzachsen deren jüngere Teile sich selbstverständlich gleichfalls zum Lichte kehren und damit gewissermaßen die Knospen mitnehmen.

Wie schon oben genauer auseinandergesetzt wurde, ist *Geranium pratense* gewöhnlich einem relativen Lichtgenuß = 1 ausgesetzt. Die Pflanze ist frei exponiert, erhält von allen Seiten her reichlich Licht und es ist hier ohne Messung nicht leicht, zu entscheiden, ob jede einzelne Blüte sich gerade dem stärksten Lichte zuwendet. Aber der Umstand, daß alle blütentragenden Seitensprosse nach außen gekehrt, mithin dem Außenlichte zugewendet sind, lehrt, daß jede Blüte ein relativ starkes Licht empfängt. Wenn man photometrisch vorgeht, so findet man indes, daß viele Blüten nicht gerade immer dem stärksten Licht des ihnen zugemessenen Lichtareals zugewendet sind. Aber bei einseitiger Beleuchtung, wenn also große Unterschiede der Lichtintensität auf der Licht- und Schattenseite herrschen, erfolgt, wie wir gesehen haben, das Wenden der Blüten stets nach der Richtung des stärksten diffusen Lichtes. Hier kommt auch in gewissem Grade der Heliotropismus der Blütenstiele zur Geltung.

Wie ich schon bei einer früheren Gelegenheit nachgewiesen habe, kann man, ähnlich wie bei den Laubblättern, zunächst photometrische und aphotometrische Blüten unterscheiden.[1] Aber, wie ich damals zeigte, lassen sich in Analogie zu den Laubblättern unter den ersteren solche finden, welche sich senkrecht auf das stärkste ihnen zufließende diffuse Licht stellen (euphotometrische Blüten), und solche, welche allerdings eine große Menge diffusen Lichtes aufzunehmen im stande sind, aber doch so gestellt sind, daß sie das

[1] Wiesner, Die Stellung der Blüten zum Lichte. Biol. Zentralbl. 1901, p. 801 ff.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

stärkste direkte Sonnenlicht abwehren (panphotometrische Blüten). Die Vorderlichtblumen habe ich damals in die letztere Kategorie gestellt und es ist leicht einzusehen, daß die Blüten von *Geranium pratense* infolge der Vertikalstellung ihrer Blütenapertur den Charakter panphotometrischer Blüten haben, sich also so wie andere Vorderlichtblumen verhalten.

Aus obiger Darstellung ergibt sich aber auch, daß die Blüten von *Geranium pratense* bei freier Exposition sich panphotometrisch verhalten, aber bei einseitiger Beleuchtung das Licht ökonomischer ausnützen, also sich dem euphotometrischen Typus nähern.

Zum Schlusse möchte ich noch versuchen, die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Ursachen der Lagezustände der Blüten von *Geranium pratense* kurz zusammenzufassen.

1. Die anfänglich aufrechte Stellung der Blütenknospen ist auf Autotropismus zurückzuführen.

2. Das hierauf folgende Nicken der Blütenknospen kommt wahrscheinlich durch vitale Lastkrümmung zu stande.

3. Die sich sodann einstellende Aufrichtung der sich öffnenden Blüten beruht auf negativem Geotropismus der Blütenstiele.

4. Die in der Anthese der Blüte zu stande kommende merkwürdige Vertikalstellung der Blütenapertur ist eine Gleichgewichtslage, welche ich auf das Zusammenwirken von negativem Geotropismus und Lastwirkung der Blüte zurückzuführen versuchte, ohne hiefür aber noch den sicheren Beweis führen zu können.

5. Das sich im Beginn der Fruchtbildung einstellende Nicken der Blüte beruht wahrscheinlich auf einer epinastischen Krümmung.

6. Die schließliche Aufrichtung der heranwachsenden Frucht hat negativen Geotropismus zur Ursache. Diese geht entweder von den Gelenksknoten aus oder von der geotropischen Krümmung des Fruchtträgers. Unter welchen Bedingungen das erstere und unter welchen das letztere geschieht, bleibt ebenso weiteren Untersuchungen vorbehalten wie die Beantwortung der in diesem Resumé offen gelassenen Fragen.